Untersuchungen

über die

Entwicklung von Cordylophora lacustris Allman

Inaugural-Dissertation

der

hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Rostock

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Paul Morgenstern

aus Duisburg

Mit zwei lithographirten Tafeln

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1901.

Referent: Herr Professor Dr. SEELIGER.

(Sonder-Abdruck aus: »Zeitschr. f. wissensch. Zoologie«. LXX. Bd., 4. Heft.)

Meiner lieben Mutter

in Dankbarkeit gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549202_0139

Durch die Untersuchungen Brauer's an *Hydra* und *Tubularia* (8, 9) ist festgestellt worden, dass das früher bei diesen Cnidariern als sogenannte »Morula« beschriebene Entwicklungsstadium, der solide mehrschichtige Keim, nicht das Ende der Furchung darstellt, sondern bereits den zweischichtigen Embryo bildet. Nach Brauer's Auffassung giebt es für die das Morulastadium durchlaufenden Eier nur zwei Möglichkeiten der Entodermbildung, je nachdem die Furchung äqual oder inäqual verläuft. Bei der äqualen Furchung müsse es unbedingt zur Bildung einer Furchungshöhle kommen, und die Entodermbildung sei dann nur durch Quertheilung oder Einwanderung von Blastomeren möglich. Bei der inäqualen Furchung könne eine Morula nur durch Epibolie zu Stande kommen.

Eine Prüfung dieser Ergebnisse Brauer's an anderen Hydroiden erschien mir als eine dankenswerthe Aufgabe, und da bereits F. E. Schulze (22, p. 37 u. 38) bei *Cordylophora lacustris* ein Morulastadium beobachtet hatte, entschloss ich mich zu einer eingehenden Untersuchung der Embryonalentwicklung dieser Polypenform. Schulze beschreibt als das Ende der Furchung einen maulbeerförmigen kugeligen Körper und giebt an, dass die Umwandlung der maulbeerförmigen Haufen der Furchungszellen zu der ersten Anlage des Embryo in der Weise geschieht, »dass sich zunächst im Inneren derselben eine rundliche, Flüssigkeit enthaltende Höhle ausbildet, um welche sich die ganze Zellenmasse in zwei von einander scharf gesonderten koncentrischen

Lagen, einer äußeren, dem Ektoderm, und einer inneren, dem Entoderm, ordnet«.

Meine Untersuchungen haben sich jedoch nicht allein mit der Frage der Entodermbildung befasst, sondern ich habe noch die Entstehung der Geschlechtsprodukte, Eireifung, Furchung und die Ausbildung der Planula zum jungen Polypen zum Gegenstand meiner Arbeit gemacht.

Das den vorliegenden Untersuchungen zu Grunde liegende Material wurde theils im Brackwasser der Warnow bei Warnemünde gesammelt, theils stammte es aus der Warnow bei Rostock, wo es in reichlicher Fülle vorkommt. Bei dieser Gelegenheit möchte ich nicht unerwähnt lassen, dass sich das Warnemünder Material besonders gut zur Untersuchung eignete. In den Gonophoren der Warnemünder Stöcke befinden sich in der Regel sechs bis zwölf Eier. Vereinzelt habe ich sogar bis 20 Eier in einem Gonophor beobachten können. Dagegen trifft man in den Gonophoren der Süßwasserstöcke meistens nur drei bis sechs und nur in seltenen Fällen zwölf Eier an. Sodann gelangen an einem Seitenhydranthen der Brackwasserform gewöhnlich drei bis fünf Gonophoren zur Entwicklung, während die Rostocker Stöcke an einem Seitenhydranthen in der Regel einen, seltener zwei und nur ausnahmsweise drei Gonophoren entstehen lassen, worauf auch Pauly (21, p. 548) bereits aufmerksam gemacht hat.

Der gewaltige Unterschied in der Zahl der Eier und der Ausbildung der Gonophoren an einem Seitenhydranthen bei der Brack- und Süßwasserform ist wohl darauf zurückzuführen, dass der Polyp in dem Brackwasser, seinem ursprünglichen Element, bessere Lebensbedingungen vorfindet als in dem süßen Wasser der Warnow bei Rostock, in welches er, wie die Beobachtungen von L. Will (26) ergeben haben, allmählich aus dem brackigen Wasser vorgedrungen ist.

Die Konservirung geschah in Flemming'scher, in Sublimat- (5%) und Sublimatessigsäure-Lösung. Besonders letztere (5 Theile Sublimat und 2 Theile Essigsäure in 100 Theilen Wasser gelöst) gab die besten Bilder. Die Flemming'sche Lösung bewährte sich nicht bei der Konservirung unreifer Eier, da sie ein Schrumpfen des Keimbläschens in fast allen Fällen veranlasste.

Wegen der Undurchsichtigkeit der Eier konnten die meisten Entwicklungsstadien nur auf Schnitten untersucht werden, und es erwies sich von Vortheil, die ganzen Gonophoren zu schneiden, weil das Isoliren der Eier sich nicht ohne sehr großen Materialverlust

ausführen ließ. Die Dicke der Schnitte betrug 5 μ. Sie wurden sämmtlich doppelt gefärbt mit Ehrlich'schem Hämatoxylin und Orange G. Ersteres zeigte sich als ein ganz vorzügliches Kernfärbemittel.

1. Die Ausbildung der Gonophoren.

Die Bildung der weiblichen Geschlechtsprodukte ist bereits von F. E. Schulze (19, p. 36), Weismann (21, p. 30) und Pauly (18, p. 551) beschrieben worden. Die ersten Untersuchungen verdanken wir Schulze, und er giebt an, dass die weiblichen Geschlechtszellen ektodermalen Ursprungs sind, und ihre Bildung in den Gonophoren vor sich geht. Dagegen haben die Arbeiten Weismann's ergeben, dass die weiblichen Geschlechtsprodukte zwar im Ektoderm entstehen, aber schon in der Keimzone des Haupthydranthen ihre Entstehung finden und erst später in den Gonophoren ihre weitere Entwicklung durchmachen. Die Gonophoren stellen mithin nur die Reifungsstätte, nicht aber die Keimstätte der Eier dar.

In die Gonophoren gelangen die Eizellen nicht nur durch Wachsthumsverschiebungen, sondern auch in Folge aktiver Bewegungen.

Die Bildung der Gonophoren nun wird durch eine flache Vorwölbung der Schichten des Coenenchymrohres eingeleitet (Schulze), wobei das mit vorgewölbte Periderm zur Gonotheka wird.

Auf ganz jungen Stadien der Gonophorenbildung sind bereits eingewanderte Eizellen zu beobachten (Fig. 1). Sie besitzen einen großen keimbläschenartigen Kern, ein dichtes feingekörntes Protoplasma und sind von stern- und spindelförmigen Ektodermzellen umgeben. Die Differenzirung der Ektodermzellen in Ei und sternförmige Elemente findet bereits frühzeitig statt (Pauly), und im Ektoderm des Seitenhydranthen begegnet man häufig Eiern, welche von anderen Zellen nach Art eines Follikels umgeben sind und zur Ernährung der Eier dienen.

Während die Gonophoranlage nach und nach Kolbenform annimmt, rücken die Eizellen, umgeben von den stark wuchernden Ektodermzellen, gegen das Entoderm vor und treiben es vor sich her. Der vorher vom Entoderm eingeschlossene, kolbenförmige Hohlraum wird dadurch in ein Röhrenwerk umgewandelt, an welchem sich in der Regel vier Hauptstämme unterscheiden lassen. Diese zeichnen sich durch ihre oberflächliche Lage aus, endigen gegen den Endpol des Gonophors blind und geben Seitenäste ab, welche nicht mit einander anastomosiren.

Die Figur 2 zeigt uns einen Querschnitt durch einen jungen Gonophor. Man sieht, wie die mit ihren Protoplasmafortsätzen in Zusammenhang stehenden Bindegewebszellen ein weitmaschiges Netzwerk bilden. Ein Theil der Zellen liegt den Eiern nach Art eines Follikels an. Andere stehen in enger Verbindung mit den Entodermröhren, und vereinzelte berühren mit ihrer einen Seite die Entodermröhren und mit der entgegengesetzten die Eier. Auf diese Weise bietet das Netzwerk eine vorzügliche Leitungsbahn für das jetzt reichlich nothwendige Nährmaterial dar, welches unter Vermittelung der sternförmigen Zellen von den Entodermröhren aus den Eiern zugeführt wird.

Die in jungen Gonophoren zahlreich vorkommenden Nährzellen sind ihrer Lage nach als Mesodermzellen anzusprechen. Sie besitzen einen Kern mit großem Nucleolus und ein dichtes, häufig mit feinen Körnchen versehenes Protoplasma. Ihr Vorkommen ist zuerst von F. E. Schulze beschrieben worden. In seiner Monographie (p. 34) führt er darüber Folgendes an: »Dass das zellige Parenchym, welches zwischen diesen verzweigten Röhren und der aus platten Zellen bestehenden Rinde liegt, zum Ektoderm gehört, wird sowohl aus dem oben über die Entwicklung der Gonophoren Mitgetheilten als auch schon aus dem Umstande ersichtlich, dass zwischen ihr und der Rindenlage niemals eine membranöse Scheidewand zu bemerken ist, während zwischen ihr und dem Entoderm die hyaline Stützlamelle überall eine scharfe Trennungsmarke bildet.«

Auffallend ist, dass später Weismann (25, p. 31) in seiner ausgezeichneten Arbeit das Vorkommen der Nährzellen nicht erkannt hat.

Neuerdings sind dann die sternförmigen Zellen von Pauly (21, p. 551) als »Füllzellen der Gonophorenhöhle und als Nährmaterial der Eier« bezeichnet worden. Das Ergebnis seiner Untersuchungen stimmt mit dem meinigen vollständig überein.

Dessgleichen habe ich mich, in Übereinstimmung mit Pauly, von dem Vorhandensein einer Stützlamelle im Sinne eines besonderen schlauchförmigen Gebildes im Gonophor nicht überzeugen können. Zwar tritt an den Stellen, an welchen sich Ektoderm und Entoderm an einander legen, ein schärferer Kontour hervor, aber dort, wo beide Blätter sich nicht berühren, haben die Zellkontouren überall gleichen Umfang und speciell die basalen Zellkontouren zeichnen sich nicht durch eine größere Breite aus.

Die Zellen des äußeren Keimblattes besitzen auf jungen Ent-

wicklungsstadien kubische Gestalt, und in ihrem Protoplasma finden sich Vacuolen und bisweilen Nesselkapseln vor. An die Gonotheka entsenden die Ektodermzellen keine protoplasmatischen Fortsätze.

Die Entodermzellen gleichen denen des Stieles. Sie besitzen cylindrische Gestalt, einen großen Kern, und ihr Plasma ist reich mit Dotterkörnern angefüllt. Häufig sind Zoochlorellen nachzuweisen.

Zur Bildung von Längs- und Ringmuskulatur kommt es nicht.

Von der Anlage eines Glockenkernes ist nichts zu bemerken. Die Rückbildung der Gonophoren ist mithin so weit vorgeschritten, dass keine Spur medusoiden Baues zu erkennen ist. Auffallend ist allerdings das verhältnismäßig häufige Vorkommen von vier ziemlich regelmäßig gelagerten Entodermröhren auf bestimmten Entwicklungsstadien der Gonophoren, und ich möchte hier die Vermuthung nicht unterdrücken, dass darin vielleicht ein Anzeichen für ein ursprüngliches Vorkommen von Radiärkanälen gefunden werden könnte.

2. Bildung, Form und Bau des Eies.

Wie im vorigen Kapitel aus einander gesetzt worden ist, sind die Gonophoren für die Ernährung der Eier vorzüglich eingerichtet.

Die Entodermröhren, welchen sich die Eier entweder direkt anlegen, oder mit welchen sie durch Vermittelung der Nährzellen verbunden sind, schaffen reichlich Nährmaterial herbei. Während die Größe der Eizellen in den Seitenhydranthen 0,02—0,04 mm beträgt (Weismann, 25, p. 31), nehmen sie im Gonophor rasch an Umfang zu. Ihr bisher fast homogenes, dichtes Protoplasma wird zunächst feinkörnig und nach und nach grobkörnig. Das Keimbläschen vergrößert sich ebenfalls.

In Bezug auf die Tingirbarkeit der Eier möchte ich nicht unerwähnt lassen, dass sie sich, so lange sie die Größe von 0,05 mm nicht überschritten haben, bei der Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Orange nur blau färben. Haben sie jedoch diese Größe überschritten, so tritt eine Orangefärbung der Dotterkörner ein. Dem Wachsthum der Eier entsprechend, findet die Zunahme der Größe der Dotterkörner statt.

In der Figur 2 sind verschiedene junge Eier abgebildet. Das Keimbläschen liegt in der Mitte. Mit ungefähr gleich großen Dotterkörnern ist das Plasma vollständig erfüllt. Pseudozellen kommen nicht vor. Wegen der gleichmäßigen Vertheilung der Dotterkörner lässt sich ein Ektoplasma von einem Entoplasma nicht unterscheiden.

Bei dem weiteren Wachsen des Eies beobachtet man, dass das Keimbläschen allmählich die centrale Lage aufgiebt und an die Peripherie wandert.

Die Eier bieten während der Aufnahme von Dottermaterial recht verschiedene Formen dar. Häufig sind sie kugelrund. Bisweilen beobachtet man ovale Formen, und nicht selten treten uns Eier von polyedrischer Gestalt entgegen. Beim Einwandern einer großen Anzahl von Eiern in einen Gonophor kommt es vor, dass dieselben sich berühren und weiterhin sich derart dicht an einander legen, dass sie sich an den Berührungsstellen abflachen.

In diesem Falle kann dann auch sehr leicht das Lumen der Entodermröhren an einzelnen Stellen zum Verschwinden gebracht werden.

Je mehr die Eier sich der Reife nähern, um so mehr geht ihre vorher recht wechselnde Gestalt in die kugelige über, und es ist interessant zu verfolgen, wie die vorher in reicher Menge vorhandenen Nährzellen an Zahl abnehmen und nach und nach vom Ei resorbirt werden. Die Art und Weise der Aufnahme der Nährzellen durch das Ei zu beschreiben, ist mir nicht möglich. In einigen Fällen fand ich zwar in unmittelbarer Nachbarschaft der Eier Nährzellen mit solchen Dotterkörnern erfüllt, die gleiche Größe und Form mit den Dotterkörnern des Eies besaßen, aber ein Eintreten der Nährzellen ins Ei habe ich nie beobachtet. Anfangs glaubte ich allerdings, einen solchen Vorgang gesehen zu haben und nahm an, dass eine Aufnahme ganzer Nährzellen in das Ei statthätte. Jedoch waren diese Bilder von mir falsch gedeutet worden, weil es sich um Schnitte handelte, welche das Ei ganz oberflächlich getroffen hatten. Es konnte somit leicht den Anschein haben, dass die Nährzellen, welche in Wirklichkeit auf der Oberfläche der Eier ihre Lage hatten, sich mitten in den Eiern befanden.

Gleichzeitig mit dem allmählichen Verschwinden der Nährzellen erfahren die Zellen des Ektoderms und der Entodermröhren gewaltige Veränderung. Nicht nur die ursprünglich mehr oder weniger kubischen Ektodermzellen, sondern auch die aus mäßig hohen Cylinderzellen bestehenden Entodermröhren haben sich vollständig abgeflacht und machen den Eindruck von feinen Membranen. Ihr Plasma ist fast vollständig von den Eiern als Nährmaterial aufgenommen worden. Sie bestehen aus dem Kern, einem nur kleinen Rest Plasma und der Zellwand. Bisweilen ist es sehr schwierig, an diesen Membranen eine Zellstruktur nachzuweisen.

Das vom Centrum nach der Peripherie des Eies wandernde Keimbläschen nähert sich immer mehr der Oberfläche, und schließlich legt es sich der Eimembran dicht an. Es ist entweder kugelrund oder oval, und man kann an ihm eine Membran, ein Fadenwerk, auf dessen Fäden dunkle Körnchen abgelagert sind, einen großen Nucleolus und einen das Netzwerk erfüllenden Kernsaft unterscheiden (Fig. 2, 3 und 5).

Die Keimbläschenmembran ist auf den Abbildungen einfach kontourirt gezeichnet. Bei starken Vergrößerungen sind hingegen an einzelnen Stellen doppelte Kontouren unschwer zu erkennen, und ich möchte der Meinung Ausdruck geben, dass der scheinbar einfache Kontour durch die Konservirung hervorgerufen ist und auf Schrumpfung und Verdünnung der Membran beruht, und dass in Wirklichkeit die Membran doppelte Kontouren besitzt, wie es Bergh (6) bei *Gonothyraea* und Brauer (8, p. 181) bei *Hydra* beschrieben haben. Die Membran legt sich an den Stellen, wo sie die Peripherie nicht berührt, direkt den Dotterkörnern an.

Das Fadenwerk besteht aus einer achromatischen Grundsubstanz, dem Linin, und durchsetzt auf jungen Stadien das Keimbläschen in Form von dicken Strängen, auf welchen die aus Chromatin und Paranuclein bestehenden Körner auflagern. Der von Anfang an scharf hervortretende Nucleolus liegt im Gerüstwerk. Er ist rund, hat meistens excentrische Lage und schließt hin und wieder eine Vacuole in sich ein. Diese besitzt bei der Doppelfärbung meistens einen orangefarbenen Ton und besteht nicht ausschließlich aus Flüssigkeit, sondern schließt im Inneren einzelne feine Fäden ein, in welchen dunkle Körnchen vorhanden sind.

Auf älteren Stadien verästelt sich das Gerüstwerk des Keimbläschens immer feiner, und die chromatischen Elemente liegen größtentheils in den Kreuzungspunkten der Lininfäden. Kurz vor und nach dem Beginn der Rückbildung des Keimbläschens treten mehrere Nucleoli auf, und gleichzeitig nimmt der schon immer vorhandene große Nucleolus an Umfang zu (Fig. 5, 6 und 7). Aus diesem Umstande möchte ich schließen, dass die ursprünglich aus Chromatin und Paranucleïn bestehenden Körner sich allmählich in ihre Bestandtheile trennen. Ersteres liefert die Chromosomen, und aus letzterem entstehen die neuen zahlreichen Nucleoli.

Eine flüssige Grundsubstanz, die sich wenig färbt, erfüllt die Maschenwerke des Fadengerüstes.

3. Eireifung und Rückbildung des Gonophorenweichkörpers.

Wenn die Reifung des Eies beginnt, sind nur noch wenige Nährzellen vorhanden, und das Ektoderm des Gonophors umschließt die Eier.

Das sicherste Merkmal der Rückbildung des Keimbläschens deutet ein Schrumpfen der Membran an. Dies wird veranlasst durch das Austreten des Kernsaftes in den umgebenden Dotter. Nach und nach wird die Membran des Keimbläschens aufgelöst. Das Auflösen der Membran beginnt immer an der der Peripherie des Eies abgewendeten Seite (Fig. 6).

Die Differenzirung in Chromatin und Paranucleïn schreitet weiter vor (Fig. 7). Das achromatische Gerüst wird ganz engmaschig, und es können bei der Kontraktion Ausläufer an der Peripherie zurückbleiben.

Schließlich werden die Chromosomen deutlich sichtbar, und die Nucleoli liegen theilweise in der achromatischen Substanz, theilweise im Dotter (Fig. 8).

Man trifft oft Nucleoli an, welche pseudopodienartige Fortsätze ausstrecken, so dass man versucht wird, ein selbständiges Auswandern derselben in den Dotter anzunehmen. Die Nucleoli werden allmählich vom Dotter resorbirt.

Es kommt jetzt zur Bildung der Richtungsspindel, indem die Chromosomen sich zur Äquatorialplatte neben einander legen, und aus der achromatischen Substanz die Spindelfasern hervorgehen (Fig. 9).

Bevor ich die Ausstoßung der Richtungskörperchen beschreibe, will ich nicht verfehlen, die kurze Zusammenfassung Brauer's (8, p. 183) über den Bau des Keimbläschens beim *Hydra*-Ei anzuführen. Seine Ausführungen stimmen im Allgemeinen mit meinen Ausführungen bei der *Cordylophora* überein.

Er sagt darüber Folgendes:

»Im jungen Keimbläschen des *Hydra*-Eies sind außer der Membran zu unterscheiden ein großer Nucleolus und ein Fadenwerk, das aus Achromatin und Chromatin besteht, und ein Kernsaft. Während des Wachsthums des Keimbläschens wächst der große Nucleolus wahrscheinlich durch Aufnahme kleinerer neu entstandener. Das Chromatin und Achromatin des Fadenwerkes sondern sich von einander derart, dass das letztere sich mit dem Wachsthum des Keimbläschens in seinem ganzen Raume verbreitet, das erstere sich dagegen nach einer Seite zusammenzieht. Bei der Rückbildung des

Keimbläschens nehmen aus dem Chromatin die Chromosomen ihren Ursprung, aus dem Achromatin der achromatische Theil der Richtungsspindel. Eiprotoplasma nimmt an dem Aufbau der letzteren keinen Antheil. Der Kernsaft fließt ins Eiprotoplasma ab, die Membran verschwindet. Der große Nucleolus zerfällt, ein Theil wird im Keimbläschen aufgelöst, ein Theil tritt ins Eiprotoplasma über. Der wechselnde Gehalt an Nucleolensubstanz in verschiedenen Keimbläschen, das gleichzeitige Vorhandensein derselben und des Kerngerüstes, welches auch von Fitzner bei der Theilung von Ektodermkernen der *Hydra* beobachtet wurde, und ihr Übertreten in das Eiprotoplasma lassen die Ansicht als richtig erscheinen, welche den Nucleolen keine morphologische Bedeutung für die Reifung des Eies zuerkennt.«

Die Richtungsspindel hat die typische Gestalt, und an ihren Polen ist nichts von einer Strahlung zu erkennen. Das Fehlen jeder Spur von Polstrahlung an der Richtungsspindel ist bereits von Brauer bei *Hydra* (8, p. 185) und *Tubularia* (9, p. 559) und von Boveri bei *Ascaris*, *Sagitta* (7, p. 20) und *Ascidia mentula* (7, p. 24) beschrieben worden. Die Fadenstruktur der Spindel habe ich in gut konservirtem Material immer scharf ausgeprägt gefunden. Bei ungenügender Konservirung zeigen die Spindelfäden allerdings eine starke Neigung zu verquellen und undeutlich zu werden. Brauer (8, p. 185) hat dagegen bei *Hydra* im achromatischen Theil eine Fadenstruktur nur sehr schwach, mitunter gar nicht erkennen können, und er bezeichnet ihn als feinkörnig, fast homogen.

Die Chromosomen haben stäbchenförmige Gestalt, und ihre Zahl beträgt zehn bis zwölf. In der Fig. 10 ist die Äquatorialplatte senkrecht zur Spindelachse getroffen, und es bieten sich hier die sämmtlichen Chromosomen, welche auf Längsschnitten durch die Spindel nicht zu zählen sind, in einer Anzahl von zehn Stück dem Auge dar. Die Richtungsspindel geht ganz aus dem Keimbläschen hervor, ohne dass sich das Eiplasma in irgend einer Weise dabei betheiligte.

Die Spindel liegt in der Nähe der Oberfläche des Eies und ist radial gestellt. Unter Theilung der Chromosomen der Äquatorialplatte zu den Tochterplatten rückt sie an die Peripherie vor, und an der Eirinde wölbt sich ein kleiner Hügel empor, in welchen die Hälfte der Richtungsspindel eindringt. Die Figuren 11 und 12 illustriren diese Verhältnisse. Man kann hier die Spindel, von wenig Eiplasma umgeben, sehen. Im nächsten Umkreise der Spindel nämlich sowie an der Oberfläche des Eies fehlen die Dotterelemente im

Plasma, so dass dieses an der betreffenden Stelle in verhältnismäßig größerer Menge erscheint. Ausdrücklich ist hervorzuheben, dass diese Protoplasmaansammlung nur während der Ausstoßung der Richtungskörperchen zur Beobachtung gelangte. Im Plasma dicht neben der Spindel oder auch zwischen den nächsten Dotterelementen sieht man häufig dunkle Körnchen eingeschlossen (Fig. 11, 12 u. 13), welche die Fragmente der Nucleoli darstellen und der allmählichen Resorption durch das Plasma unterliegen.

Der vorhin erwähnte Hügel schnürt sich bald ab, wobei die die Tochterplatten verbindenden Spindelfasern zerrissen werden. Es hat dann die Ausstoßung des ersten Richtungskörperchens stattgefunden (Fig. 13).

Der im Ei verbleibende und die Hälfte der ersten Richtungsspindel darstellende Theil wandelt sich alsbald in eine neue Spindel um. Es ist mir nicht gelungen, als Zwischenstadium einen typisch ruhenden provisorischen Eikern nachzuweisen, sondern es erfolgt die Ausbildung der zweiten Richtungsspindel, ohne dass die im Ei zurückgebliebene Hälfte der ersten Spindel sich zuvor mit einer Kernmembran umgeben hätte. Der gleiche Process wie bei der ersten Spindel wiederholt sich, nur dass keine Auflösung einer Kernmembran einzutreten braucht, und führt zur Bildung des zweiten Richtungskörperchens (Fig. 14).

Ich habe die beiden Richtungskörperchen über einander liegend angetroffen. Konstant werden zwei Richtungskörperchen ausgestoßen. Sie lassen sich in der Regel außerhalb des Eies schwer auffinden, weil sie bei nicht ganz starken Vergrößerungen leicht mit Nährzellen zu verwechseln sind; denn diese besitzen bisweilen kugelrunde Gestalt. Jedoch unterscheiden sie sich von diesen durch den Mangel eines Nucleolus, das Fehlen protoplasmatischer Fortsätze und das Vorhandensein von frei im Plasma liegenden Chromosomen.

Während die Richtungskörperchen ausgestoßen werden, und die Eier somit ihre Reife erlangen, kann man am Endpol des Gonophors beobachten, dass die vorher ganz flachen ektodermalen Epithelzellen allmählich cylindrische Gestalt annehmen. Das Übergehen von der flachen in die cylindrische Form hat eine Verkleinerung der Oberfläche des Ektoderms zur Folge, und daraus resultirt das Zurücktreten des äußeren Keimblattes und das gleichzeitige Auftreten einer Öffnung am oberen Ende des Gonophors. Durch diese treten nun die reifen Eier hindurch und sind nur noch von der Gonotheka eingeschlossen. Da nicht nur die Ektodermzellen, sondern auch die

Zellen der Entodermröhren cylindrische Gestalt annehmen, zieht sich der ganze Gonophorenweichkörper von den Eiern zurück.

Das Zurückziehen kann mit einem Male geschehen, was meistens der Fall ist, wenn wenige Eier im Gonophor liegen (Fig. 4). Es kommt jedoch bisweilen vor, dass das Zurückweichen periodisch erfolgt, wobei nach dem Austreten von Eiern die Ektodermzellen sich wieder an einander legen und die entstandene Öffnung zum Verschwinden bringen. Beim Verschluss der Öffnung behalten die Zellen die cylindrische Form. Die Ekto- und Entodermzellen umgeben die jungen Eier, welchen sie auf ihrem Rückzuge an der Basis der Gonophoren begegnen, und die Entodermröhren übernehmen wieder die Aufgabe, Nährmaterial herbeizuschaffen (Fig. 3).

Ein erneutes Zurückweichen des Weichkörpers tritt dann nach der Reifung der eingeschlossenen Eier ein.

Wie schon oben geschildert worden ist, finden sich in Warnemünder Stöcken bis zwanzig Eier in einem Gonophor vor. Wegen der großen Menge von Eiern erfolgt dann meistens das eben geschilderte periodische Zurückweichen, weil das Einwandern der Eier in die Gonophoren nicht gleichzeitig stattfindet, und ihre Reifung und Ausstoßung somit nicht zu gleicher Zeit vor sich gehen kann.

Die Gestalt der Epithelzellen wechselt im Gonophor also auf verschiedenen Entwicklungsstadien. Ursprünglich ist sie kubisch oder cylindrisch, geht darauf in die flache Form über und wird schließlich wieder kubisch oder cylindrisch.

Das Zurückweichen der Keimblätter des Gonophors ist bereits von F. E. Schulze richtig erkannt worden. Er giebt die nachstehende Beschreibung (22, p. 37): »Haben die Eier ihre völlige Reife erlangt, so bemerkt man an dem äußeren Ende der Gonophoren eine ähnliche Veränderung, wie wir sie bei den männlichen Geschlechtsknospen zur Zeit der Spermatozoenreife beschrieben haben, nämlich ein Auseinanderweichen der sich körnig trübenden und zur Cylinderform auswachsenden äußeren Ektodermzellen, wodurch es zur Bildung eines rundlichen Loches kommt (Taf. IV, Fig. 5). Zugleich tritt über diesem letzteren in der Gonotheka eine radiäre Streifung und Erweichung ein, welche schon oben bei der Beschreibung derselben gelegentlich erwähnt ist. Während sich nun die Öffnung der äußeren Ektodermlage rasch erweitert, zieht sich der ganze Gonophorenweichkörper von dem eben noch in seinem Inneren gelegenen Eierhaufen so zurück, dass letzterer in dem äußeren Theil der Kapsel allein und frei liegen bleibt (Taf. IV, Fig. 6).«

Nachdem der Weichkörper sich zurückgezogen hat und keine Eier mehr einschließt, legen sich seine beiden Keimblätter mit den etwa noch eingeschlossenen und von den Eiern nicht resorbirten Nährzellen eng an einander. Es treten zahlreiche Entodermzellen aus dem epithelialen Verbande und unterliegen, so wie die Nährzellen, dem allmählichen Zerfall. Ihr Plasma wird trübkörnig, und ihre Kerne werden chromatinärmer. Vielfach ballen sich mehrere Zellen zusammen. Die zerfallenen Zellen gelangen durch den Stielkanal in den Gastrovascularraum des Cönosarks und kommen dem ganzen Stock zu Gute. Am Ektoderm habe ich ein Austreten von Zellen aus dem epithelialen Verbande mit Sicherheit nicht wahrnehmen können. Es scheint, dass das äußere Keimblatt sich nach und nach in den Stock zurückzieht. Schließlich entsteht aus dem Weichkörper ein Kolben, der ungefähr gleichen Bau wie die Cönenchymwand besitzt, und dessen Ektoderm am Grunde der Zellen zahlreiche Nesselkapseln einschließt.

Besonders möchte ich darauf aufmerksam machen, dass die Ausstoßung der Richtungskörperchen immer nach dem Heraustreten der Eier aus der weichen Hülle stattgefunden hat, und dass man nur in ganz wenigen Ausnahmefällen im freien Raum der Gonotheka noch unreife Eier antreffen kann, die dann immer ein weit rückgebildetes Keimbläschen erkennen lassen.

Eine bestimmte Orientirung der Eier im Gonophor ist nicht vorhanden; denn die Lage des Richtungskörperpoles wechselt sehr. Bald ist er dem oberen Pol, bald dem unteren Pol und in nicht seltenen Fällen den Seitenflächen des Gonophors zugewandt. Ferner sind die Eier amöboider Bewegung fähig, wovon man sich gut überzeugen kann, wenn dieselben den Weichkörper verlassen. So erklärt es sich, dass die Eier jede beliebige Lage und Stellung einnehmen können.

4. Befruchtung.

Der nach der Ausstoßung der Richtungskörperchen zurückbleibende Rest der Richtungsspindel wandelt sich, unter Annahme von Bläschenform, in den ruhenden Eikern um. Er hat Kugelgestalt, wächst rasch, und seine Chromatinkörner findet man in einem feinen Fadenwerk vor. Schon zeitig treten ein oder zwei Nucleoli auf. Der Eikern liegt dicht an der Peripherie.

Kurz nach der Eireifung trifft man den Spermakern an. Wo das Eindringen des Samenfadens stattfindet, habe ich leider nicht

beobachten können. Aber aus der Fig. 15, in welcher Eikern und Spermakern ganz an der Eimembran zusammenliegen, möchte ich schließen, dass der Samenfaden am Richtungskörperpol in das Ei eindringt. Beide Kerne haben hier ihre endgültige Größe noch nicht erlangt. An dem rechts befindlichen Spermakern ist das Centrosom und die von letzterem ausgehende Strahlung deutlich wahrnehmbar.

Darauf nehmen beide Kerne an Größe zu, und man trifft sie nach der Vergrößerung immer etwas entfernt von der Oberfläche des Eies an (Fig. 16). Es ist dann zu sehen, dass das Centrosom des Spermakerns sich getheilt hat und von seinen Hälften deutliche Strahlungen ausgehen. Beide Kerne sind annähernd gleich groß und verschmelzen zum Furchungskern (Fig. 17). Dieser unterscheidet sich von dem Eikern einmal durch seine entfernte Lage von der Eioberfläche, ferner durch seinen größeren Gehalt an chromatischen Elementen und Nucleolis und endlich durch die deutlich auftretende Strahlung an zwei gegenüberliegenden Stellen des Kernes.

Aus dem Furchungskern geht die Furchungspindel hervor (Fig. 18). Im Gegensatz zur Richtungsspindel besitzt sie eine ausgeprägte, von ihren Centrosomen ausgehende Strahlung und ist tangential gestellt. Sie hat nicht weit von der Peripherie ihre Lage, und ihr achromatisches Gerüstwerk hat Fadenstruktur.

Bevor die beiden ersten Kerne mit einer Membran versehen sind, und während noch achromatische Fäden die beiden Tochterkerne verbinden, macht sich bereits das erste Anzeichen der Furchung in Gestalt einer kleinen Vertiefung bemerkbar (Fig. 19). Eireifung, Befruchtung und Bildung der ersten Furche spielen sich demnach an demselben Pole ab.

Die Größe der reifen oder befruchteten Eier beträgt 0,1—0,13 mm.

Den Spermakern habe ich beständig erst nach dem Zurückziehen des Weichkörpers, niemals vorher, im Gonophor angetroffen. Daher möchte ich mit F. E. Schulze (22, p. 37), welcher gleich nach dem Zurücktreten der weichen Hülle sowohl im Endtheil der Gonothekawand als auch in der Gonothekahöhle neben und zwischen den Eiern Spermatozoen angetroffen hat, annehmen, dass die Spermatozoen aus dem umgebenden Wasser durch die Gonothekawand und nicht, wie Allman (1, p. 375) glaubt, durch die Cönenchymröhren zu den Eiern vordringen.

5. Furchung und Entodermbildung.

In der Litteratur liegen nur wenige Angaben über die Furchung des Eies bei der *Cordylophora* vor.

Allman bildet ein maulbeerähnliches Stadium ab (1, Pl. XXVI, Fig. 16), und F. E. Schulze erwähnt (19, p. 37), dass bei der Furchung zunächst durch eine meridionale Furche zwei Blastomeren entstehen, welche sich durch eine neue Furche in vier Blastomeren theilen. Schließlich soll eine Menge kleiner, mit Dotterkörnern erfüllter, Furchungskugeln entstehen, welche sich zu einem maulbeerförmigen Körper an einander legen.

Meine Untersuchung der Furchungsstadien erfolgte theils an ganzen Gonophoren oder isolirten Eiern, theils geschah sie an Schnitten. Wegen der kolossalen Anhäufung von Dotterkörnern ist das Vorhandensein von Kernspindeln nur auf Schnitten zu erkennen.

Die erste Furche beginnt, wie schon erwähnt wurde, am Richtungskörperpol (Fig. 19 und 20) und schreitet von hier aus nach dem entgegengesetzten Pol vor (Fig. 21). Schließlich werden die beiden Blastomeren nur noch durch eine ganz schmale Protoplasmabrücke zusammengehalten. Nachdem auch diese durchschnürt worden ist, legen sie sich mit ihren Theilungsflächen in ganzer Ausdehnung dicht an einander (Fig. 22). Die vordringende erste Furche muss eine Verlagerung der aus der Furchungsspindel entstandenen Tochterkerne nach dem Centrum bewirken. Ich habe nämlich auf dem zweizelligen Stadium die Kerne immer in der Mitte zwischen dem Richtungskörperpol und dem entgegengesetzten Pole ganz in der Nähe der ersten Furche angetroffen. Die Größe der beiden ersten Blastomeren wechselt sehr. Häufig sind beide gleich groß. Nicht selten jedoch fällt ihr bedeutender Größenunterschied auf.

Die jetzt folgende zweite Furche verläuft wie die erste meridional und steht zu ihr senkrecht. Die durch diese Furche entstandenen vier Blastomeren können entweder gleich groß, oder ihre Größe kann beträchtlich verschieden sein. Interessant ist das erste Auftreten der Furchungshöhle auf diesem Stadium (Fig. 30). Sie ist ziemlich umfangreich entwickelt. Von ihrem Vorhandensein kann man sich jedoch nur auf Schnitten überzeugen.

Über das Zustandekommen der centralen Höhle ist zu bemerken, dass sie durch Auseinanderweichen der Blastomeren entsteht. Niemals habe ich beobachten können, dass centrale Theile der Blastomeren sich auflösen und verflüssigen in ähnlicher Weise, wie es

neuerdings von Appellöf (4, p. 11 u. 12) und Anderen bei Aktinien beschrieben ist.

In einigen Fällen habe ich eine eigenthümliche kreuzartige Stellung der vier ersten Blastomeren beobachtet. Derartige Stadien sind von Metschnikoff (20, p. 38 u. 39) bei einigen Eiern von Medusen und zwar bei *Aeginopsis mediterranea*, *Aglaura hemistoma*, *Polyxenia leucostyla*, *Rathkea fasciculata* und *Tiara pileata* beschrieben worden.

Fig. 24 veranschaulicht vier Blastomeren von recht ungleicher Größe, welche sich im Winkel von ca. 45° kreuzen, und Fig. 25 vier Blastomeren, welche gleiche Größe besitzen, und von denen sich je zwei in einem Winkel von 90° kreuzen.

Über das Zustandekommen der kreuzförmigen Blastomerenanordnung giebt uns Fig. 29 *a* und *b* Aufklärung. Dieselbe stellt die beiden Spindeln eines zweizelligen Furchungsstadiums dar, welche in der Serie nur wenige Schnitte von einander entfernt waren und ihrer Lage entsprechend gezeichnet wurden. Man sieht, dass sich die Spindeln unter einem Winkel von ungefähr 45° kreuzen. Daraus erhellt zur Genüge, dass die kreuzförmigen Figuren bei der *Cordylophora* nicht immer durch Lageverschiebung nach der Bildung von vier Blastomeren zu Stande kommen, sondern bereits auf dem zweizelligen Stadium ihre Anlage finden können. Metschnikoff (20, p. 38) sagt über die Entstehung der kreuzförmigen Verbindungen Folgendes: »Im Allgemeinen lässt sich bemerken, dass je tiefer die Furche zwei brüderliche Blastomeren theilt, diese sich desto intimer mit den benachbarten, also so zu sagen vetterlichen Blastomeren vereinigen. So entstehen im vierzelligen Furchungsstadium zwei Paar Blastomeren, welche sich zusammen, d. h. paarweise verschieben, wobei ein Paar sich oft um einen rechten Winkel über dem anderen dreht.«

An einer anderen Stelle (p. 39) führt er an, dass ein Blastomerenpaar unter einem rechten Winkel sich drehen kann, worauf es dann wieder zurückkehrt.

Es ist mir leider nicht möglich, über die weitere Furchung dieser Stadien zu berichten, weil ich Eier nicht habe finden können, von denen anzunehmen wäre, dass sie von gekreuzten Blastomeren abstammten.

Die dritte Furche verläuft äquatorial und führt zur Bildung von acht Zellen. Ein solches Stadium erläutert Fig. 26. Auffallend ist der Größenunterschied und die mannigfache Form der Blastomeren. Eine Differenzirung in zwei entgegengesetzte Pole ist nicht möglich nachzuweisen. An den in Nelkenöl aufgehellten Eiern lässt sich das Blastocöl

als ein heller Fleck nachweisen. Fig. 26 *c* zeigt uns ein achtzelliges Stadium im optischen Durchschnitt. Man kann sehr schön die excentrische Lage der Furchungshöhle erkennen.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung macht sich eine regellose Gruppirung der Blastomeren bemerkbar. Sie bieten so verschiedene Gestalt und Größe dar, dass es unmöglich wird, die Richtung der Furchen zu bestimmen. Von diesen Verhältnissen kann man sich in den Figuren 27 *a*, *b* und *c* überzeugen. Sie illustriren ein 15zelliges Stadium. Der in Fig. 27 *c* abgebildete optische Durchnitt zeigt, dass das Blastocöl an Größe zugenommen hat, und in der Fig. 27 *a* hat es den Anschein, als ob an der mit einem Kreuz bezeichneten Stelle eine Kommunikation der Furchungshöhle mit der Außenwelt stattfindet. An Schnitten habe ich dagegen immer nachweisen können (Fig. 31 u. 32), dass eine solche Kommunikation nicht besteht. Es berühren sich an derartigen Stellen die benachbarten abgeflachten Zellenden nur in ganz geringem Umfang, und desshalb wird an ganzen Eiern wegen der darunter liegenden Furchungshöhle eine Kommunikation sehr leicht vorgetäuscht.

In den die Furchungshöhle begrenzenden Blastomeren sind die Dotterkörner eben so gleichmäßig vertheilt wie im unbefruchteten Ei (Fig. 30, 31, 32 und 33). Der Kern liegt in der Regel in der Mitte der Zelle, und ein Ektoplasma lässt sich von einem Entoplasma nicht unterscheiden.

Die Theilung der Blastomeren schreitet weiter. Schließlich kommt es zur Bildung einer runden oder ovalen Blastula (Fig. 28), welche zumeist aus annähernd gleich großen, zum Theil aus verschieden großen Zellen besteht und mit einer großen, im Centrum gelegenen Furchungshöhle ausgestattet ist. Da die verschieden großen Blastomeren unregelmäßig über die ganze Blastula vertheilt sind, ist es nicht möglich, zwei Regionen und daher eine polare Differenzirung des Keimes zu unterscheiden.

Die Furchung möchte ich, um mich eines Ausdrucks Metschnikoff's zu bedienen, als quasiregulär bezeichnen.

Was nun die Entodermbildung anbelangt, so machen sich ihre ersten Anzeichen nach Ausbildung der Cöloblastula auf einem Stadium von ungefähr 64 Zellen bemerkbar. Man findet während der Furchung alle Spindeln tangential gerichtet. Jetzt findet man neben solchen radial oder schief zu diesen Richtungen gestellte Spindeln. In der Fig. 34 ist ein Stadium abgebildet, welches diese Verhältnisse beleuchtet. Der Kern der Zelle *a* schickt sich zur

Spindelbildung an, und in der Zelle *b* ist die Umbildung bereits so weit gediehen, dass eine ausgebildete Spindel wahrzunehmen ist. Die an den inneren Hohlraum angrenzende Wand dieser beiden Zellen hat sich nicht vorgewölbt, dagegen ist dies an den Zellen *c* und *d* der Fall. Das Vorwölben hat meistens die Bildung eines Zwischenraumes zwischen den Zellen zur Folge (Fig. 34, 37 und 38). In der Fig. 38 gebe ich die Abbildung einer Blastula, an welcher durch Quertheilung der Blastomeren drei Entodermzellen entstanden sind. In der Blastomere *a* hat zwar eine Theilung und ein Auseinanderrücken der Kerne stattgefunden, aber zwischen beiden ist noch keine trennende Membran aufgetreten. Weiter ist in der Fig. 35 eine schief gestellte Spindel gezeichnet und in der Fig. 36 ein Kern, dessen Theilung in tangentialer Richtung gerade stattgefunden hat.

Während die Tangentialtheilung der Blastomeren fortschreitet, füllt die Furchungshöhle sich nach und nach mit Entodermzellen (Fig. 37 und 39). Schließlich ist das Blastocöl vollständig verdrängt worden. Da die Ektodermzellen wie die Entodermzellen sich weiter theilen, entsteht ein solider Zellhaufen (Fig. 40*a* und 40*b*), welcher äußerlich keine Furchen mehr erkennen lässt und das Ende der Entodermbildung darstellt.

Aus den Ausführungen ergiebt sich, dass die Entodermbildung auf einer Tangentialtheilung der Blastomeren beruht und an vielen Stellen, also multipolar, erfolgt. Eine Loslösung von ganzen Blastomeren aus dem peripheren oberflächlichen Zellverband und ein Einwandern in die Furchungshöhle habe ich niemals gesehen.

Der multipolare Typus der Entodermbildung ist auf die Cölenteraten beschränkt und scheint, wie in unserem Falle, bei solchen Formen vorzukommen, welche kein freischwärmendes Blastulastadium besitzen. Brauer, der die multipolare Entodermbildung bei *Hydra* (8) und *Tubularia* (9) beschrieben hat, führt als Beispiele an (8, p. 204): *Eudendrium* (Metschnikoff), *Halecium tenellum* (?) (Hamann), *Eucope* (Kowalewsky), *Carmarina hastata* (Metschnikoff), *Carmarina fungiformis* (Fol, Metschnikoff), *Geryonia proboscidalis* (Metschnikoff), *Liriope mucronata* (id.), Aeginiden (id.), *Manicinia* (Wilson).

6. Die weitere Entwicklung des Embryos.

Die Ektodermzellen, welche immer eine epithelartige Anordnung erkennen lassen, und die Entodermzellen sind bis zum Schluss der Entodermbildung gleichmäßig mit Dotterkörnern erfüllt (Fig. 40).

Nach Beendigung der Bildung der Zellen des Entoderms tritt eine allmähliche Resorption der in den Zellen vorhandenen Dotterkörner ein. Der Keim giebt die bis jetzt noch meist kugelige Gestalt auf und geht durch Wachsthum in die langovale Form der Planula über. Im Verlauf der Entwicklung findet eine Größenzunahme der Keime statt. Blastulae besitzen eine Größe von ca. 0,14 mm und Planulae eine solche von ca. 0,2 mm.

In Folge starker Vermehrung der Zellen differenziren sich die Ektodermzellen scharf von den Entodermzellen, und gleichzeitig wird die Stützlamelle sichtbar (Fig. 41). Die Zellen des Ektoderms haben prismatische Form und lassen an ihrer freien Fläche lange zarte Flimmerhaare hervorsprossen, welche auf den Abbildungen wegen der Konservirung mit Sublimat-Essigsäure nicht zu erkennen sind. Ihr Plasma weist feinkörnige Struktur auf und schließt weniger Dotterkörner ein. Die Lage der Kerne wechselt sehr, indem dieselben bald näher der Außenwand, bald näher der Innenwand liegen. Zwischen den Ektodermzellen sind bisweilen interstitielle Zellen eingekeilt. Diese sind vorwiegend als Nesselkapselbildungszellen anzusehen, weil sie zumeist eine Nesselkapsel einschließen (Fig. 41, 42 und 43). Der Kern der interstitiellen Zellen liegt entweder neben der Kapsel, oder es sind von ihm nur noch Reste einem Pol der Kapsel angelagert. Von den Ektodermzellen unterscheiden sich die interstitiellen Zellen scharf durch die geringere Größe der Kerne. Ferner werden im Ektoderm bisweilen Zellen sichtbar, welche sich zu Ganglienzellen umgewandelt haben, und deren Vorkommen an ausgebildeten Thieren zuerst Jickeli (17, p. 601) beschrieben hat.

Das Innere der Planula ist mit polyedrischen oder abgerundeten Entodermzellen erfüllt. Ihre Kontouren sind scharf ausgeprägt. Der Zellkörper schließt wasserhelle Flüssigkeit ein und ist von Strängen eines stark lichtbrechenden Plasmas durchsetzt, in welches Dotterkörner eingebettet sind. Der Entodermkern übertrifft die Kerne des Ektoderms an Größe und liegt bald in der Mitte, bald mehr an der Peripherie der Zelle.

An den Planulis unterscheiden sich auf diesen Stadien die beiden Pole nicht besonders von einander (Fig. 41).

Beginnen die Keime jedoch, mit Hilfe der Flimmercilien, rotirende Bewegungen um die Hauptachse auszuführen, so sieht man häufig, dass ein Pol anschwillt und sich aufhellt (Fig. 42). Die Gestalt wird dann meistens birnförmig. In Folge Wasseraufnahme quellen die Entodermzellen an diesen Stellen auf und werden schließlich

verflüssigt. Die nicht aufgelösten Zellen lagern gewöhnlich der Stützlamelle in einfacher Schicht auf und besitzen an diesem Pol in der Regel keine Dotterkörner mehr (Fig. 42). Die Ektodermzellen erleiden bei dem Vorgang weiter keine Veränderung. Die Aufhellung geschieht in einigen Gonophoren an dem Ende der Planula, welches in der Nähe der Spitze des Gonophors liegt, in anderen an demjenigen, welches seine Lage in der Nähe des zurückgezogenen Weichkörpers hat. Es nehmen daher die Keime keine bestimmten Stellungen in den Gonophoren ein.

Durch die rotirende Bewegung der Planulae wird die Gonotheka, welche inzwischen an ihrem Endpol stark erweicht worden ist, zum Platzen gebracht, und die jungen Embryonen verlassen durch die entstandene Öffnung einer nach dem anderen den Gonophor. In dem sie umgebenden Wasser schwimmen sie dann umher. In Übereinstimmung mit Hincks (14, p. 182) und F. E. Schulze (19, p. 39) habe ich häufig die Beobachtung machen können, dass ein Embryo eine Zeit lang zurückbleibt, um schließlich allein den Gonophor zu verlassen. Die Gonotheka kollabirt, wie F. E. Schulze beschreibt (22, p. 39), nach dem Zurückziehen des kolbenförmigen Überrestes des ganzen Gonophorenweichkörpers und unterliegt bald den zerstörenden Einflüssen des Wassers.

Die Dauer der Schwärmperiode der Planulae ist sehr verschieden. Über ihre Dauer giebt Hincks (14, p. 182) an, dass von den gegen Abend die Gonotheka durchbrechenden Embryonen bereits einige am folgenden Morgen sich festgesetzt hatten. Eine gleich lange Zeit habe ich häufig feststellen können; nicht selten beobachtet man indessen eine kürzere oder längere Dauer.

Während der Periode des Herumschwärmens ist die Andeutung einer Mundhöhle oder die Anlage von Tentakeln niemals zu sehen. Jedoch weist an den freien Planulis, wie ich, im Gegensatz zu F. E. Schulze (22, p. 40), gefunden habe, der vordere breitere Pol gewöhnlich eine starke Auflösung von Entodermzellen auf, und der hintere ist durch großen Reichthum an Dotterkörnern ausgezeichnet. Setzen die Planulae, deren Größe bis 0,5 mm betragen kann, sich mit dem vorderen Pol fest, so drehen sie sich zunächst nach Anstoßen an den zu ihrer Anheftung dienenden Gegenstand noch ein bis zwei Minuten um ihre Längsachse (gleiche Beobachtung mit Hincks, 16, p. 183), bevor die endgültige Festsetzung erfolgt. Diese geschieht durch Ausstrecken pseudopodienartiger Fortsätze von den Ektodermzellen aus (Fig. 45 *b*). Von der Absonderung eines klebrigen Sekrets durch

drüsig differenzirte Ektodermzellen ist nichts zu bemerken. Im Verlauf der weiteren Entwicklung erfolgt eine Abplattung und eine erhebliche Verbreiterung des basalen Endes zu einer Scheibe (Fig. 44 und 45).

Der Durchbruch der Mundöffnung kommt bald nach dem Festheften der Planula zu Stande, und gleichzeitig tritt eine weitere Ausbildung der Gastralhöhle ein. Letztere entsteht hauptsächlich durch Zerfall central gelegener Entodermzellen, wobei die peripheren Entodermzellen sich zu einem einschichtigen Epithel anordnen (Fig. 43). Sie nimmt ihre Entstehung an dem beim Schwimmen nach vorn gerichteten und später zur Fußscheibe werdenden Pole und ist in wenigen Ausnahmefällen bereits bei im Gonophor eingeschlossenen Planulis bemerkbar.

In der Reihenfolge der Hervorsprossung der Tentakel scheint eine Gesetzmäßigkeit zu bestehen. Denn nach den Angaben F. E. Schulze's (22, p. 40), welche durch meine Befunde (Fig. 44 und 45) bestätigt werden, entwickeln sich zunächst zwei gegenüberstehende Tentakeln und darauf zwei andere in einer mit jenen sich rechtwinklig kreuzenden Ebene. Auf älteren Stadien sprossen die Tentakel mehr regellos hervor.

Während an Planulis Nesselkapseln im Ektoderm selten anzutreffen sind, treten uns auf Stadien von zwei und vier Tentakeln Nesselkapseln im Ektoderm sehr zahlreich entgegen, und man kann deutlich sehen (Fig. 44 *b*), wie sie aus interstitiellen Zellen ihre Entstehung nehmen. Nach Pauly (21, p. 549) dagegen kommen an ausgebildeten Polypen »besondere kleine Nesselkapseln enthaltende Zellen, welche als selbständige Gebilde zwischen den seitlichen Protoplasmafortsätzen der Ektodermzellen eingekeilt liegen«, nicht vor. Ferner sieht man an jungen Polypen sehr oft zu Ganglienzellen umgewandelte interstitielle Zellen (Fig. 44 *b*). Erwähnenswerth ist auch das Vorkommen von Nesselkapseln im Ektoderm der Fußscheibe (Fig. 45 *b*), wo Hamann sie bei *Hydra* (13, p. 553) nicht vorgefunden hat.

Wenn man vielfach der Meinung ist, dass beide Keimblätter bei Cnidariern die Fähigkeit besitzen, Muskeln, Ganglienzellen, Sinnesorgane und Geschlechtszellen zu erzeugen, aber die Bildung von Nesselkapseln nur dem Ektoderm zukommt, so ist das nicht richtig. Denn in jungen Polypen der *Cordylophora* begegnet man nicht selten Nesselkapseln (Fig. 45 *b*) im Entoderm, und von L. Will sind sie in ausgebildeten Thieren häufig gefunden worden (mündliche Mittheilung). Bei *Eudendrium* sind sie von Jickeli (17, p. 385) im Entoderm beschrieben worden. Da die Nesselkapseln ferner im Entoderm der

Planula bei *Aequorea*, welche absolut keine Anlage der Gastralhöhle zeigte, von Claus (25, p. 286) beobachtet worden sind, kann man nicht den Einwand machen, dass sie mit der Nahrung in das Entoderm gelangt sind. Auch bei *Cordylophora* treten sie im Entoderm zuerst auf, bevor noch die Mundöffnung zum Durchbruch gelangt ist.

Auffallend sind an einzelnen jungen Thieren die verschieden differenzirten Entodermzellen. Man beobachtet nämlich neben plasmaarmen viel Plasma besitzende und mit dunklen Körnern ausgerüstete Zellen (Fig. 44 *b*). Diese sind an ihrem dem Lumen der Leibeshöhle zugewandten Ende kolbenförmig angeschwollen und als Drüsenzellen anzusehen. Man trifft sie nur in dem Theile an, der später zum Hydranthen wird, dagegen gelangen sie im Stieltheil nicht zur Beobachtung. Leider ist es mir nicht möglich, Angaben über den Zeitpunkt der Ausbildung der Entodermfalten zu machen, weil mir von den betreffenden Stadien nur Längsschnitte zur Verfügung standen, an denen diese Verhältnisse schlecht zu untersuchen sind.

Das Ergebnis meiner Untersuchungen möchte ich kurz, wie folgt, zusammenfassen:

1) Die weiblichen Geschlechtszellen sind ektodermalen Ursprungs. Sie entstehen in der Keimzone des Stieles des Haupthydranthen. Schon zeitig findet eine Differenzirung in Ei- und Nährzellen statt, welche besonders im Gonophor, der Reifungsstätte der Eier, auffällt.

2) Nach der Eireifung, bei welcher zwei Richtungskörperchen ausgestoßen werden, erfolgt der Rückzug des Weichkörpers (Ektoderm und Entoderm) des Gonophors.

3) Die Befruchtung geschieht immer erst nach dem Rückzuge des Weichkörpers.

4) Eireifung, Befruchtung und Bildung der ersten Furchungsspindel finden an demselben Pole statt.

5) Die Furchung ist als quasiregulär zu bezeichnen, und es wird eine große Furchungshöhle gebildet.

6) Die Entodermbildung erfolgt durch Tangentialtheilung der Blastomeren und ist multipolar. Der auf diese Weise entstehende solide Zellhaufen stellt nicht das Ende der Furchung dar, sondern bildet den zweischichtigen Embryo. Darauf entsteht die Stützlamelle.

7) Die Gastralhöhle kommt durch Zerfall von Entodermzellen zu Stande. Nach dem Verlassen des Gonophors und Beendigung der

Schwärmperiode erfolgt das Festsetzen der Planulae mit dem vorderen Pol. Die Bildung der Mundöffnung und der Tentakeln geschieht erst auf dem festsitzenden Stadium.

Zum Schluss möchte ich es nicht unterlassen, meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Professor Dr. Seeliger und Herrn Professor Dr. Will für ihre liebenswürdige Unterstützung meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Rostock, im Mai 1901.

Litteraturverzeichnis.

1. G. J. Allman, On the Anatomy and Physiology of Cordylophora, a contribution to our knowledge of the Tubularian Zoophytes. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1853.
2. G. J. Allman, A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. London 1871.
3. F. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Jena 1880.
4. A. Appellöf, Studien über Actinien-Entwicklung. Bergens Museums. Aarbog 1900. Nr. I.
5. E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation Archives de Biologie. Tome IV. 1883.
6. R. S. Bergh, Studien über die erste Entwicklung des Eies von Gonothyraea Lovéni (Allm.). Morphol. Jahrbuch. Bd. V. 1879.
7. Th. Boveri, Zellenstudien. Jen. Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XXIV.
8. A. Brauer, Über die Entwicklung von Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LII. 2. Heft. 1891.
9. A. Brauer, Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum Allman. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LII, 4. Heft. 1891.
10. J. Ciamician, Über den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum Allm. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII. 1879.
11. C. Claus, Entwicklung des Äquorideneies. Zool. Anz. 5. Jahrg. Nr. 112.
12. O. Hamann, Der Organismus der Hydroidpolypen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XV. 1882.
13. O. Hamann, Studien über Cölenteraten. Ebenda.
14. C. W. Hargitt, A Contribution to the natural History and Development of Pennaria tiarella Mc. Cr. The American Naturalist. Boston. Vol. XXXIV. No. 401.
15. O. Hertwig, Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbelthiere. Jena 1900.
16. Th. Hincks, Further Notes of British Zoophytes, with descriptions of new species. The Annals and Magazine of natural History. Vol. XI. Second Series. London 1853.

17. Jickeli, Der Bau der Hydroidpolypen. Morphol. Jahrbuch. Bd. VIII.
18. N. Kleinenberg, Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.
19. E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen. Jena 1890.
20. E. Metschnikoff, Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane. Wien 1886.
21. R. Pauly, Untersuchungen über den Bau und die Lebensweise von Cordylophora lacustris Allm. Vorläufige Mittheilung. Zool. Anz. Bd. XXIII. Nr. 627.
22. F. E. Schulze, Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris Allm. Nebst Bemerkungen über Vorkommen und Lebensweise dieses Thieres. Leipzig 1871.
23. O. Seeliger, Über das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölenteraten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVIII. 1894.
24. A. Tichomiroff, Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroiden. (Russisch.) Nachr. d. k. Ges. d. Liebh. d. Naturw., Anthrop. u. Ethnogr. Moskau 1887.
25. A. Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.
26. L. Will, Über das Vorkommen und die Wanderung der Cordylophora lacustris in der Warnow bei Rostock. Sitzungsberichte der naturforsch. Gesellschaft zu Rostock. 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen:

ch, Chromosomen;
dz, Drüsenzellen;
ec, Ektoderm;
eik, Eikern;
en, Entoderm;
fk, Furchungskern;
fs, Furchungsspindel;
fu, Fußscheibe;
gt, Gonotheka;
gz, Ganglienzelle;
inz, interstitielle Zelle;
kb, Keimbläschen;
nk, Nesselkapsel;
nkl, Nucleolus;
nz, Nährzellen;
o, Ei oder Eizelle;
rk, Richtungskörper;
rs, Richtungsspindel;
spk, Spermakern;
st, Stützlamelle.

Tafel XXV.

Fig. 1. Längsschnitt durch einen jungen Gonophor. Die Eizelle ist bereits von Nährzellen umgeben. Vergr. 380.

Fig. 2. Schiefer Schnitt durch einen älteren Gonophor mit zahlreichen Nährzellen. Vergr. 380.

Fig. 3. Querschnitt durch einen Gonophor. Der Weichkörper hat sich von den reifen Eiern zurückgezogen und liegt noch unreifen Eiern an. Vergr. 380.

Fig. 4. Längsschnitt durch einen Gonophor. Der Weichkörper hat sich zurückgezogen und schließt keine Eier mehr ein. Vergr. 380.

Fig. 5. Keimbläschen an der Peripherie.

Fig. 6. Keimbläschen, in Rückbildung begriffen.

Fig. 7. Rückbildung des Keimbläschens. Auftreten mehrerer Nucleoli.

Fig. 8. Weit rückgebildetes Keimbläschen. Die Nucleoli liegen zum Theil im Keimbläschen, zum Theil im Dotter.

Fig. 9. Erste Richtungsspindel.

Fig. 10. Richtungsspindel, senkrecht zur Längsachse getroffen.

Fig. 11. Theilung der Äquatorialplatte in die beiden Tochterplatten und Vorrücken der Richtungsspindel in einen an der Eioberfläche sich bildenden Hügel.

Fig. 12. Richtungsspindel, kurz vor der Abschnürung des ersten Richtungskörpers.

Fig. 13. Erster Richtungskörper abgeschnürt.

Fig. 14. Beide Richtungskörper abgeschnürt. Bildung des Eikerns.

Fig. 15. Eikern und Spermakern, der Eioberfläche anliegend.

Fig. 16. Eikern und Spermakern kurz vor der Verschmelzung.

Fig. 17. Furchungskern.

Fig. 18. Furchungsspindel.

Fig. 19. Die Bildung der beiden ersten Kerne.

Die Figuren 5—19 sind gezeichnet bei: Winkel Oc. 1 und Ölimmers. H.

Fig. 20. Am Richtungskörperpol beginnende erste Furche. Vergr. 308.

Fig. 21. Weiter vorgerückte erste Furche. Vergr. 308.

Fig. 22. Zweizelliges Stadium. Vergr. 475.

Fig. 23. Vierzelliges Stadium. Vergr. 308.

Fig. 24. Vierzelliges Stadium. Je zwei Blastomeren kreuzen sich in einem Winkel von ca. 45°. Vergr. 308.

Tafel XXVI.

Fig. 25. Vierzelliges Stadium. Je zwei Blastomeren kreuzen sich in einem Winkel von 90°. Vergr. 380.

Fig. 26. Achtzelliges Stadium. *a*, Oberflächenansicht; *b*, Ansicht bei tiefer Einstellung; *c*, optischer Durchschnitt. Vergr. 380.

Fig. 27. Fünfzehnzelliges Stadium. *a*, Oberflächenansicht. An der mit einem Kreuz bezeichneten Stelle wird eine Kommunikation der Furchungshöhle mit der Außenwelt vorgetäuscht; *b*, Ansicht bei tiefer Einstellung; *c*, optischer Durchschnitt. Vergr. 380.

Fig. 28. Optischer Durchschnitt durch eine Blastula. Vergr. 380.

Die Figuren 20—28 sind nach Totalpräparaten gezeichnet.

Fig. 29 *a* u. *b*. Die beiden Spindeln eines zweizelligen Stadiums, ihrer Richtung entsprechend gezeichnet. Winkel, Oc. 1, Ölimmers. H.

Fig. 30. Querschnitt durch ein vierzelliges Stadium. Furchungshöhle bereits vorhanden. Vergr. 308.

Fig. 31. Furchungsstadium. Fünf Blastomeren auf dem Querschnitt. Vergrößerung 380.

Fig. 32. Furchungsstadium. Sechs Blastomeren auf dem Querschnitt. Vergrößerung 380.

Fig. 33. Furchungsstadium. Sieben Blastomeren auf dem Querschnitt. Blastomere *a* mit tangential gestellter Kernspindel. Vergr. 380.

Fig. 34. Querschnitt einer sich zur Entodermbildung anschickenden Blastula. Vergr. 380.

Fig. 35. Theil einer Blastula. Blastomere mit schief gestellter Spindel. WINKEL, Oc. 1, Ölimmers. H.

Fig. 36. Blastomere mit Kern, welcher sich getheilt hat. WINKEL, Oc. 1, Ölimmers. H.

Fig. 37. Entodermbildung. Im Innern der Furchungshöhle liegen mehrere Entodermzellen. Vergr. 308.

Fig. 38. Entodermbildung. Die durch Quertheilung entstandenen Entodermzellen liegen den Blastomeren noch an. Vergr. 380.

Fig. 39. Furchungshöhle mit Entodermzellen gefüllt. Vergr. 425.

Fig. 40. *a*, vorgeschrittenes Stadium der Entodermbildung; *b*, Ektoderm und Entoderm grenzen sich scharf gegen einander ab. Vergr. 425.

Fig. 41. Junge Planula. Längsschnitt. Vergr. 475.

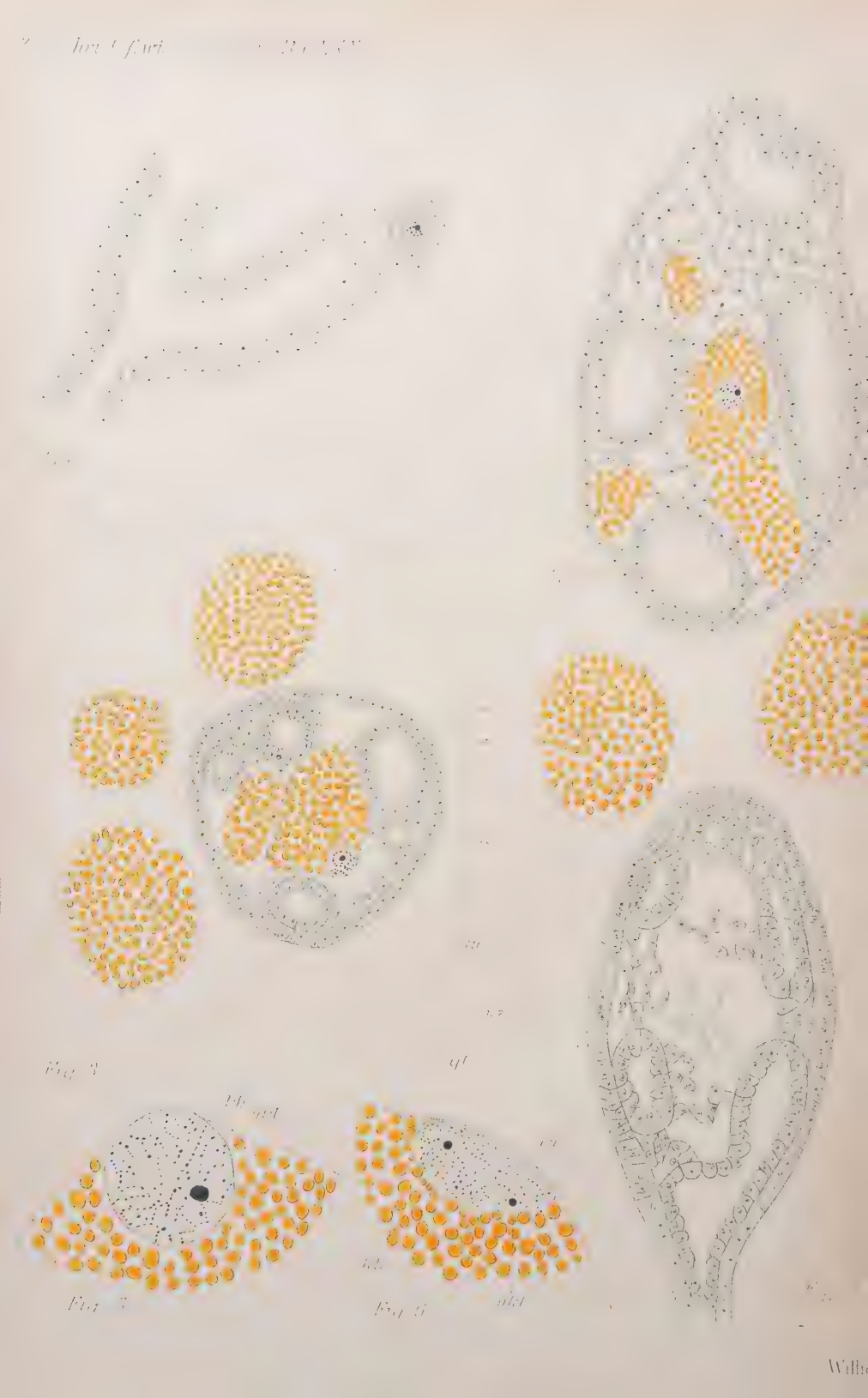
Fig. 42. Planula. Das vordere Ende hat sich verbreitert. Die Leibeshöhle macht sich bemerkbar. Längsschnitt. Vergr. 475.

Fig. 43. Planula. Die Leibeshöhle hat sich ausnahmsweise früh ausgebildet. Längsschnitt. Vergr. 380.

Fig. 44. *a*, zweitentakeliger junger Polyp. Totalpräparat. Vergr. 475. *b*, Theil eines Längsschnittes durch einen zweitentakeligen Polypen. WINKEL, Oc. 1, Olimmers. H.

Fig. 45. *a*, viertentakeliger Polyp. Vergr. 308. *b*, Theil eines Längsschnittes durch einen viertentakeligen Polypen. Nesselkapseln im Ekto- und Entoderm vorhanden. Bei *a* werden die ersten Anzeichen der Knospung zur Bildung der Hydrorhiza sichtbar. Vergr. 475.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



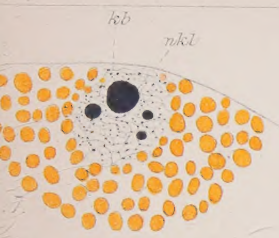


Fig. 8.

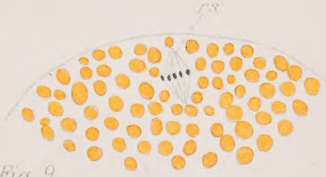


Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

13.

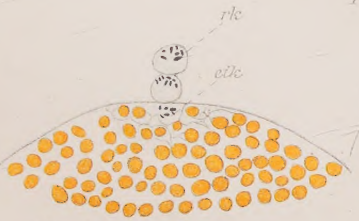


Fig. 14.

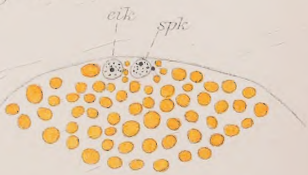
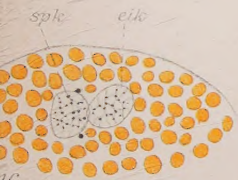


Fig. 15.



16.

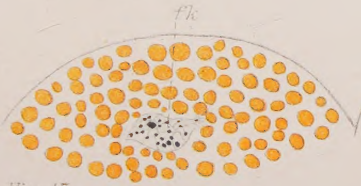


Fig. 17.

Fig. 18.

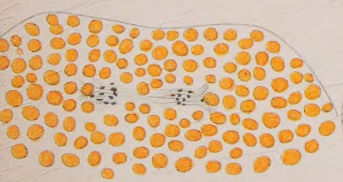


Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 21.

Fig. 22.

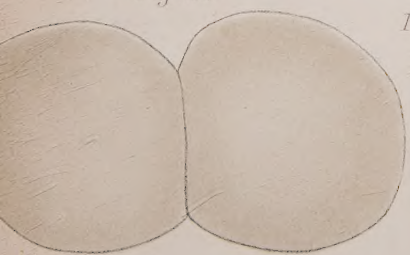


Fig. 23.

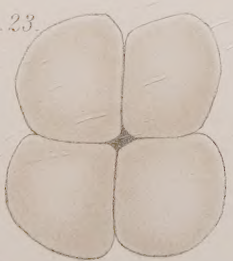


Fig. 24.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.